

УДК 576

## МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ЭКЗИНЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ МНОГООБРАЗИЯ СТРУКТУРЫ

Н.И. Габараева<sup>1</sup>, В.В. Григорьева<sup>2</sup>, П.А. Цинман<sup>3</sup>

Получены свидетельства, что геном и самоорганизация разделяют контроль над развитием экзины. Известно, что самоорганизация играет значительную роль в живой природе. Ее роль как движущей силы в развитии спородермы очевидна. Одним из преимуществ, предоставляемых самоорганизацией, является высокий уровень изменчивости, внутренне присущий нелинейным системам. Это делает самоорганизацию важным инструментом эволюции.

**Ключевые слова:** развитие экзины, контроль и движущая сила, самоорганизация.

Удивительное биологическое многообразие сложно устроенной спородермы (многослойной оболочки пыльцевых зерен и спор) – объект изучения палинологии. Однако исследование развития этой структуры представляет общий интерес для биологов, так как здесь возможно проследить «морфогенез в миниатюре» (Heslop-Harrison, 1972), уловить закономерности развития структуры от простого к сложному за короткий период. Кроме того, в ходе развития часто выявляются характеристики структур или целые слои спородермы, которые не заметны в зрелых пыльцевых зернах и спорах, но крайне важны для филогенетических и систематических выводов. Онтогенетические исследования спородермы были начаты за рубежом одновременно с развитием трансмиссионной электронной микроскопии (Dahl et al., 1957; Rowley, 1963; Rowley, Flynn, 1968; Heslop-Harrison, 1963, 1968a,b; Heslop-Harrison, Dickinson, 1968, 1969), а затем были продолжены многочисленными последователями (см. обзор в Blackmore et al., 2007). В нашей стране онтогенетическая палинология была инициирована работами Н.Р. Мейер и соавторов (Мейер, 1971, 1977; Мейер, Бернгард, 1970, 1973; Meyer and Yaroshevskaja, 1976; Мейер-Меликян и др., 2003, 2004), а также С.А. Резниковой (1972, 1975, 1984; Reznikova, Willemse, 1980; Reznikova, Dickinson, 1982) и Т. Д. Суровой (1981, 1985). Особенно важно, что Н.Р. Мейер-Меликян воспитала целую плеяду учеников (по сути, школу), которые успешно работают в области палеопалинологии (Zavialova, Gomankov, 2009; Zavialova et al., 2004, 2010a,b, 2014; Tekleva et al., 2006;

Zavialova, Stephenson, 2006); Tekleva, Krassilov, 2009; Zavialova, van Konijnenburg-van Cittert, 2011, 2012, 2016; Zavialova, Turnau, 2012; Tekleva, 2015; Tekleva et al., 2015; Tekleva, Haselwander, 2016; Zavialova, Karasev, 2016), а также в области морфологии и ультраструктуры спородермы (Tekleva et al., 2007; Volkova et al., 2013; Yurtseva et al., 2014; Denk, Tekleva, 2014; Tekleva, 2016).

Онтогенетическое направление было продолжено нами (Габараева, 1986a,b, 1987a,b,в, 1990a,b, 1991, 1997, 2001; Габараева, Хэмсли, 2010; Григорьева, Габараева, 1998, Gabarayeva, 1991, 1995, 1996, 2000, 2014; Zavada, Gabarayeva, 1991; Gabarayeva, Rowley, 1994; Gabarayeva, El-Ghazaly, 1997; Gabarayeva and Grigorjeva, 2002, 2003, 2004, 2010, 2011, 2012, 2014, 2016; Gabarayeva et al., 1998, 2003, 2009a,b, 2010a,b, 2011a,b, 2013a,b, 2014; Grigorjeva, Gabarayeva 2015; Gabarayeva et al., 2016a,b) и московскими исследователями (Zolala, Polevova, 2009; Матвеева и др., 2012; Волкова и др., 2012; Volkova et al., 2013; Polevova, 2015; Volkova et al., 2017). В настоящее время в России онтогенезом спородермы занимается только наша группа, включая В.В. Григорьеву (СПб, БИН РАН) и С.В. Полевою (Москва, МГУ), что отчасти объясняется особой трудоемкостью этого метода, требующего нахождения и обработки материала на многих стадиях развития (без их пропуска). Необходима фиксация материала в течение нескольких лет, а иногда десятилетий, как это было с видом *Persea americana* (Gabarayeva et al., 2010a).

В 60–90-е годы XX в. развитию спородермы (оболочки пыльцевого зерна) было посвящено

<sup>1</sup> Габараева Нина Ильинична – вед. науч. сотр. Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, докт. биол. наук (1906ng@mail.ru); <sup>2</sup> Григорьева Валентина Викторовна – зав. лаб. палинологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, канд. биол. наук (mikhailov\_val@mail.ru); <sup>3</sup> Цинман Петр Абрамович – вед. инженер-специалист Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (petr.cinman00@mail.ru).

много онтогенетических ультраструктурных исследований. Необходимо было проследить за развитием этой оболочки, понять процессы, сопровождающие возникновение ее характерной трехмерной структуры и скульптуры. Установлено, что все основные процессы развития спородермы, определяющие рисунок эктэкины, происходят в тетрадном периоде развития, в узком периплазматическом пространстве между каллозной (или иной) оболочкой тетрады и плазматической мембраной микроспор/спор, где формируется гликопротеиновый (с добавлением липополисахаридов) гликокаликс (Pettitt and Jermy, 1974; Rowley and Dahl, 1977; Pettitt, 1979), иначе называемый примэкиновым матриксом (Heslop-Harrison, 1968b; Dickinson, 1976). Первый термин отражает его химический состав, а второй подчеркивает тот факт, что этот слой представляет собой основу (своего рода строительные леса) для формирования экзины. Наиболее важную роль для детерминации структуры будущей эктэкины играет именно тетрадный период, а в посттетрадном периоде идет лишь утолщение элементов эктэкины вследствие массового отложения спорополленина, а также происходит формирование эндэкины (несколько иная – центрифугальная – последовательность заложения слоев экзины и оболочек тетрад характерна для спор споровых растений) (Gabarayeva and Hemsley, 2006).

### Механизмы формирования экзины

Несмотря на многочисленные исследования, знание о механизмах возникновения многообразия архитектоники экзины оставалось скудным. Как возникает это многообразие? Часто наблюдаемая видоспецифичность рисунка экзины предполагает геномную детерминацию паттерна экзины. Проведение работ с мутантами *Arabidopsis thaliana* (например Ariizumi and Toriyama 2011; Dobritsa et al., 2011; Quilichini et al., 2015) позволило установить, что в развитии экзины принимают участие более 100 генов (Blackmore et al., 2007). Однако по мере накопления фактов стало ясно, что *нечто* вмешивается в точные и прямые указания генома, приводя к появлению сходных паттернов у генетически далеких таксонов и резко различных паттернов у генетически близких видов. Впервые мнение о природе этого загадочного фактора было высказано Heslop-Harrison (1972) и Герасимовой-Навашиной (1973): они предположили, что это физико-химические процессы самоорганизации. Эти процессы носят нелинейный (спастический) характер: при весьма существенном изменении параметров в таких

системах может не происходить никаких изменений, а при малейшем изменении (например, концентрации входящих веществ) структура системы может скачкообразно измениться.

Эта идея была подхвачена и получила развитие (Hemsley et al., 1992; Gabarayeva, 1993; Collinson et al., 1993; Hemsley et al., 1994, 1996), а позднее была предложена гипотеза формирования экзины в мицеллярной системе периплазматического пространства спор/микроспор как коллоидного кристалла (Gabarayeva, Hemsley 2006; Hemsley, Gabarayeva 2007). Мицеллы (надмолекулярные агрегаты дифильных веществ, у которых «головная часть» молекулы гидрофильная, а «хвост» гидрофобный) образуются путем самоорганизации в растворах поверхностно-активных веществ при повышении их концентрации. Эта идея возникла из-за сходства основных исходных элементов экзин всех видов растений и фаз мицелл (точнее – мезофаз, т.е. псевдофаз). Мезофаза – агрегатное состояние вещества, промежуточное между жидкостью и твердым телом. Все многообразие экзин складывается из разных сочетаний всего лишь нескольких «строительных элементов»: сферических (гранулы), палочковидных (столбики, изогнутые столбики, длинные извитые столбики – «вермишелины»), слоев параллельных (и не очень) друг другу столбиков, однородных (и не очень) слоев или набора ламелл. Что же возникает в мицеллярных системах по мере повышения концентрации входящих веществ? Те же самые структуры: сначала сферические мицеллы (первая мезофаза); они преобразуются в цилиндрические (вторая мезофаза); затем появляются либо слои параллельных прямых/изогнутых цилиндров-столбиков (гексагональная мезофаза), либо длинные извитые шнуры (стринги); затем ламинатные мицеллы (пластинчатая мезофаза) – бислои, разделенные промежутком с поддерживающей жидкостью. Две последние мезофазы жидкокристаллические.

Это поразительное «передразнивание» основных элементов экзин в области мицеллярной самоорганизации коллоидов не может быть случайным. Наши подробные исследования развития спородермы растений из отдаленных групп (около 30 видов) показали, что у всех развитие проходит по одному плану, но с вариациями: в начале тетрадного периода, когда зарождается гликопротеиновый гликокаликс (основа для развития спородермы), появляются сферические единицы (сферические мицеллы), они самоорганизуются в палочки-колумеллы (цилиндрические мицеллы), а последние – в слои гексагонально упаков-

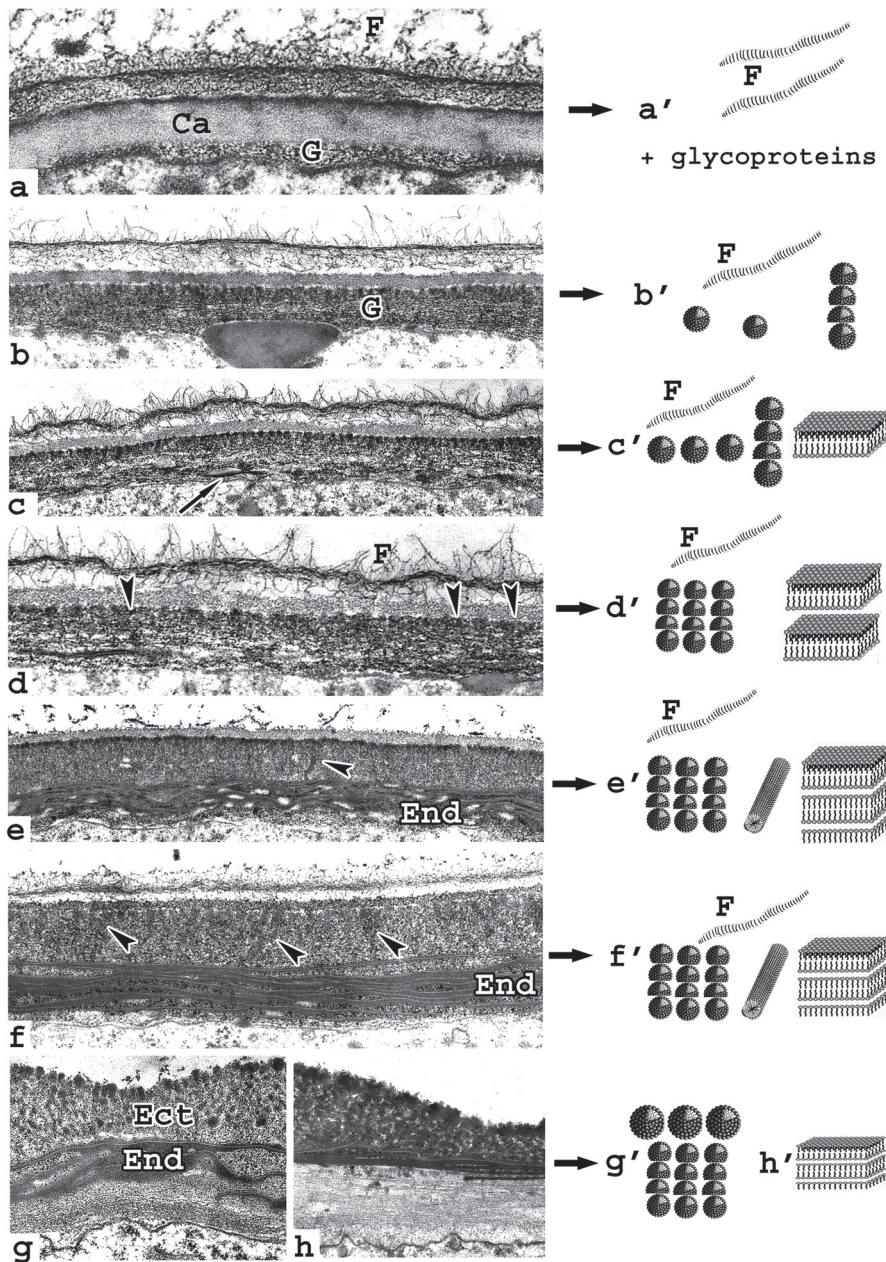


Рис. 1. Суммарная полусхема, показывающая главные стадии развития экзины у *Larix decidua* (левая колонка) и соответствующую последовательность мицеллярных мезофаз (правая колонка); а – начало тетрадного периода. Между каллозой (Ca) и плазмалеммой появляется слой гликокаликса (G) – основы для развития экзины; F – филаменты на поверхности тетрады; а' – период накопления гликопротеинов в периплазматическом пространстве. Филаменты (здесь и на следующих стадиях) соответствуют длинным цилиндрическим мицеллам; b – средняя тетрадная стадия. Слой гликокаликса хорошо выражен, на его поверхности – сферические единицы, кое-где организованные в столбцы; b' соответствуют сферическим мицеллам, а кое-где формам, переходным (транзитивным) к цилиндрическим мицеллам; c – чуть более поздняя стадия средней тетрады. Новые элементы – зачатки первой ламеллы эндэксины (стрелка); c' – те же мицеллярные мезофазы в эктэксине и появление первой ламинатной мицеллы у плазмалеммы; d – конец средней тетрадной стадии. Число сферических единиц гликокаликса, выстроенных в столбцы, увеличилось (головки стрелок). Удлинились и примордиальные ламеллы эндэксины; d' – увеличение транзитивных мицелл в эктэксине и фрагментов ламинатных мицелл в области будущей эндэксины; e – поздняя тетрадная стадия. Эндэксина (End) состоит из нескольких ламелл, в эктэксине, кроме множества сферических элементов-гранул, присутствуют отдельные кривые колумеллы (головка стрелки); e' – случайные искривленные колумеллы в эктэксине соответствуют искривленным цилиндрическим мицеллам, ламеллы эндэксины основаны на ламинатных мицеллах; f – распадающаяся тетрада. Все элементы экзины выражены ярче, число колумелло-подобных структур в эктэксине увеличилось. Белые линии в ламеллах эндэксины хорошо заметны; f' – основа всех элементов экзины (те же мицеллярные мезофазы, что и на предыдущей стадии); g, h, g', h' – в пост-тетрадном периоде новых структур в эксине не образуется, происходит лишь массовая аккумуляция спорополленина на уже имеющихся, особенно на наружных сферических единицах эктэксины (g') и уплотнение всех слоев вследствие роста объема цитоплазмы (h, h')

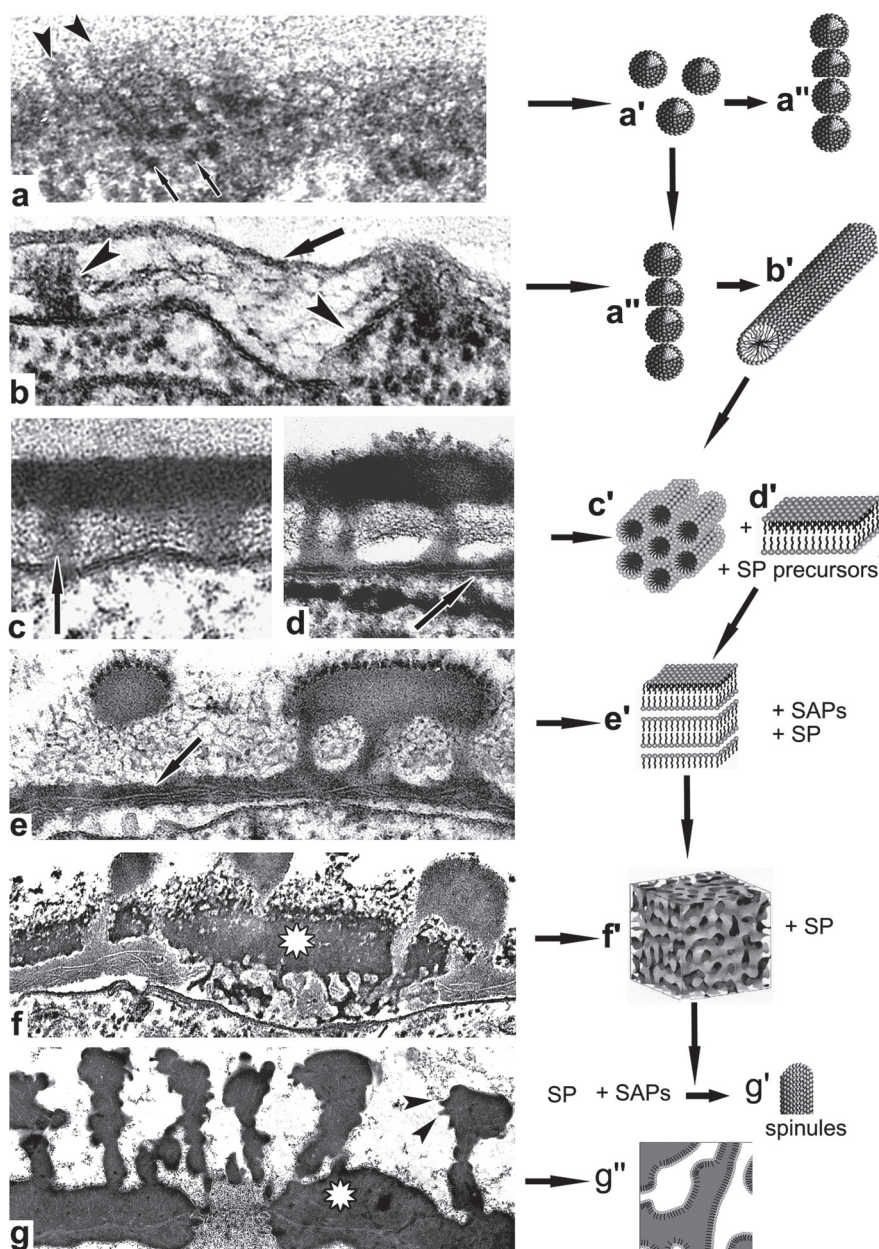


Рис. 2. Суммарная полусхема, показывающая главные стадии развития экзины у *Polemonium caeruleum* (левая колонка) и соответствующую последовательность мицеллярных мезофаз (правая колонка); (a–c) – тетрадные стадии развития; a – ранняя тетрадная стадия. В развивающемся гликокаликсе видны сферические единицы (стрелки), ближе к поверхности перестраивающиеся в столбцы (головки стрелок), им соответствуют сферические мицеллы (a') и переходная мезофаза в виде колонок сферических мицелл (a''); b – средняя тетрадная стадия. Столбцы сферических элементов (головка стрелки справа) самоорганизуются в комплексную цилиндрическую структуру (проколумеллу – левая головка стрелки). Инициальный тектум (стрелка). Эти элементы соответствуют транзитивным мицеллам (a'') и цилиндрическим мицеллам (b'); c – поздняя тетрадная стадия. Проколумеллы (стрелка) и тектум хорошо различимы благодаря инициальной аккумуляции спорополленина. В основе колумелл – пучок цилиндрических мицелл (c'); d – стадия распадающейся тетрады. Появление первой ламеллы эндэзины с центральной белой линией (стрелка), возникшей на основе первой ламинатной мицеллы (d'); e – стадия средней свободной микроспоры. Эндэзина состоит из нескольких ламелл, видимых благодаря белым линиям. Они возникли на основе ламинатных мицелл с их промежутками между бислоями (e'), которые видны в ТЭМ как белые линии. На поверхности тектума видны спорополленин-акцепторные частицы (SAPs) – места будущих шипиков; f – стадия поздней свободной микроспоры. Появление губчатого слоя снаружи эндэзины (звездочка), возникающего на основе губчатой мицеллярной мезофазы (f'); g – почти зрелая экзина, включающая прерывистый тектум, колумеллы и очень толстый подстилающий слой (звездочка), прерывающийся в области апертур. Ламеллы эндэзины видны благодаря белым линиям. Шипики (головки стрелок) возникли на местах SAPs как короткие цилиндрические мицеллы (g'). Вся эктэзина пронизана микроканалами, возникшими в полужидкой (на этой стадии) эктэзине на основе гидрофильно-гидрофобной биконтинуальной структуры (g'')

ванных палочковидных элементов (в случае колумеллятной эктэскины); затем образуются бислои, разделенные промежутком – ламинатные мицеллы (ламеллы), характерные для ламеллятной эндэскины, причем промежутки между ними видны как хорошо известные «белые линии». У разных видов некоторые мезофазы могут выпадать или, наоборот, возникать дополнительные (нами названы только основные), особенно у спор, строение спородермы которых проще, чем у пыльцы. После аккумуляции спорополленина на мицеллах эскина представляет собой «застывшую историю» ее образования как мицеллярной последовательности, увековеченную химически инертным полимером (Габараева, Хэмсли, 2010). Разумеется, точный химический состав и концентрация всех ингредиентов в периплазматическом пространстве при развитии эскины находятся под контролем генома, т.е. часть механизмов детерминации структуры эскины в ходе ее развития составляет прямой геномный контроль, а часть опосредована через самоорганизацию, на волю которой отпущена значительная доля процессов (Габараева, 2014).

Возможность участия самоорганизации в развитии спор и пыльцы обсуждалась в обзоре Wellman (2004). Для выявления роли самоорганизации в развитии эскины мы провели ряд экспериментов по моделированию структуры эскины *in vitro* в коллоидных растворах веществ (аналогичных природным в периплазматическом пространстве микроспор), когда влияние генома полностью снято (Габараева, Grigorjeva, 2013, 2016). В ходе этих экспериментов было доказано, что «чистая» самоорганизация, освобожденная от регулирующего влияния генома, способна создавать паттерны, очень схожие с развивающимся гликокаликсом и отдельными слоями эскины. Мы получили целый спектр моделей (симулятов), ко-

торые имитируют различные структуры эскины, целые ее слои, а также элементы скульптуры.

Наши новые исследования посвящены двум видам: *Larix decidua* (*Pinaceae*) и *Polemonium caeruleum* (*Polemoniaceae*). Методики исследования разработаны ранее (Габараева 2014; Gabarayeva, Grigorjeva, 2016). Исследование развития эскины голосеменного *Larix decidua* показало, что все развитие гранулярной эктэскины этого вида идет на основе сферических единиц-мицелл, тогда как развитие ламеллятной эндэскины – на основе ламинатных мицелл (рис. 1). Сферические гранулы эктэскины явно аранжированы в колумелло-подобные, несколько искривленные структуры, местами переходящие в настоящие кривоватые колумеллы (рис. 1 e, f). Это явление отражает известное свойство неравновесности мицеллярных систем, в которых возможны местные флуктуации – переход основной мезофазы в следующую (в данном случае – сферических мицелл в цилиндрические). Проведенные нами эксперименты *in vitro* по получению симулятов эктэскины и эндэскины *Larix decidua* на разных стадиях развития из самоорганизующихся мицеллярных растворов подтвердили участие самоорганизации в развитии спородермы.

Исследование развития эскины покрытосеменного *Polemonium caeruleum* показало, что последовательность возникающих структур, как и в случае голосеменного *Larix decidua*, соответствует последовательности самоорганизующихся мицеллярных мезофаз, несмотря на значительную разницу в структуре эскины зрелых микроспор (рис. 2). То же явление наблюдалось нами в онтогенезе всех ранее исследованных видов. Разумеется, каждый вид имеет свои особенности развития, однако все они укладываются в пределы вариаций самоорганизующихся мицеллярных систем.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 17-04-0517а (методологическая часть) и обеспечена в рамках исследовательского проекта Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № 0126-2014-0006 (аналитическая часть и использование ТЭМ Hitachi H-600 и ультратома LKB).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

#### [REFERENCES]

- Волкова О.А., Северова Е.Э., Полевова С.В. Развитие спородермы пыльцевых зерен *Lythrum salicaria* (*Lythraceae*) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2012. Т. 117. № 5. С. 57–63 [Volkova O.A., Severova E.E., Polevova S.V. Razvitie sporodermi pyl'tsevykh zeren *Lythrum salicaria* (*Lythraceae*) // Byul. MOIP. Otd. biol. 2012. T. 117. № 5. S. 57–63].
- Габараева Н.И. Развитие эскины у *Michelia fusca-ta* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986а. Т. 71. № 3. С. 311–322 [Gabarayeva N.I. Razvitie ekziny u *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) v svyazi s izmeneniyami tsitoplazmaticheskikh organell mikrospor i tapetuma // Bot. zhurn. 1986a. T. 71. № 3. S. 311–322].

- Габараева Н.И. Ультраструктурное исследование развития интины *Michelia fuscata* (Magnoliaceae) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 416–428 [Gabaraeva N.I. Ul'trastrukturnoe issledovanie razvitiya intiny *Michelia fuscata* (Magnoliaceae) v svyazi s izmeneniyami tsitoplazmaticheskikh organell mikrospor i tapetuma // Bot. zhurn. 1986. T. 71. № 4. S. 416–428].
- Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие спородермы *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae) в течение тетрадного периода: построение примэкзины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 3. С. 281–290 [Gabaraeva N.I. Ul'trastruktura i razvitie sporodermы *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae) v techenie tetradnogo perioda: postroenie primekziny v svyazi s deyatel'nost'yu tsitoplazmaticheskikh organell // Bot. zhurn. 1987a. T. 72. № 3. S. 281–290].
- Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие ламелл эндэкзины у *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae) в связи с вопросом о наличии эндэкзины у примитивных покрытосеменных // Ботанический журнал. 1987б. Т. 72. № 10. С. 1310–1317 [Gabaraeva N.I. Ul'trastruktura i razvitie lamell endekziny u *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae) v svyazi s voprosom o nalichii endekziny u primitivnykh pokrytosemennykh // Bot. zhurn. 1987b. T. 72. № 10. S. 1310–1317].
- Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие оболочки пыльцевого зерна *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae): построение интины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987в. Т. 72. № 11. С. 1470–1477 [Gabaraeva N.I. Ul'trastruktura i razvitie obolochki pyl'tsevogo zerna *Manglietia tenuipes* (Magnoliaceae): postroenie intiny v svyazi s deyatel'nost'yu tsitoplazmaticheskikh organell // Bot. zhurn. 1987v. T. 72. № 11. S. 1470–1477].
- Габараева Н.И. О месте синтеза предшественников спорополленина в развивающихся пыльцевых зернах представителей семейства Magnoliaceae // Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 6. С. 783–791 [Gabaraeva N.I. O meste sinteza predshestvennikov sporopollenina v razvivayushchikhsya pyl'tsevykh zernakh predstavitelei semejstva Magnoliaceae // Bot. zhurn. 1990a. T. 75. № 6. S. 783–791].
- Габараева Н.И. Гипотетические пути детерминации структуры экзины // Бот. журн. 1990б. Т. 75. № 10. С. 1353–1362 [Gabaraeva N.I. Gipoteticheskie puti determinatsii struktury ekziny // Bot. zhurn. 1990b. T. 75. № 10. S. 1353–1362].
- Габараева Н.И. Ультраструктура и развитие экзины и орбикул у *Magnolia delavayi* (Magnoliaceae) в тетрадном и начале посттетрадного периода // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 10–19 [Gabaraeva N.I. Ul'trastruktura i razvitie ekziny i orbikul u *Magnolia delavayi* (Magnoliaceae) v tetradnom i nachale posttetradnogo perioda // Bot. zhurn. 1991. T. 76. № 1. S. 10–19].
- Габараева Н.И. Ультраструктурные основы развития спородермы представителей двудольных подкласса Magnoliidae: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1997. 46 с. [Gabaraeva N.I. Ul'trastrukturnye osnovy razvitiya sporodermы predstavitelei dvudol'nykh podkl-  
assa Magnoliidae: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. SPb., 1997. 46 s.].
- Габараева Н.И. Теоретические предпосылки возникновения отклонений в развитии оболочки пыльцы / Пыльца как индикатор состояния окружающей среды и палеоэкологические реконструкции. Тр. междунар. сем. СПб., 2001. С. 49–61 [Gabaraeva N.I. Teoreticheskie predposylki vzniknoveniya otklonenii v razvitanii obolochki pyl'tsy / Pyl'tsa kak indikator sostoyaniya okruzhayushchei sredy i paleoekologicheskie rekonstruktsii. Tr. mezhduнар. sem. SPb., 2001. S. 49–61].
- Габараева Н.И. Роль генетического контроля и самоорганизации в онтогенезе спородермы гаметофита: гипотезы и эксперимент. Онтогенез. 2014. Т. 45. № 4. С. 219–239 [Gabaraeva N.I. Rol' geneticheskogo kontrolya i samoorganizatsii v ontogeneze sporodermы gametofita: gipotezy i eksperiment. Ontogenez. 2014. T. 45. № 4. S. 219–239].
- Габараева Н.И., Хэмсли А.Р. Формирование паттерна в микрокосме: роль самоорганизации в развитии сложных оболочек биологических объектов // Журн. общ. биол. Т. 71. № 4. С. 310–336 [Gabaraeva N.I., Khemсли A.R. Formirovanie patterna v mikrokosme: rol' samoorganizatsii v razvitanii slozhnykh obolochek biologicheskikh objektov // Zhurn. obshch. biol. T. 71. № 4. S. 310–336].
- Герасимова-Навашина Е.Н. Физико-химическая природа формирования примэкзины в пыльцевых зернах покрытосеменных // Эмбриология покрытосеменных. Кишинев, 1973. С. 57–70 [Gerasimova-Navashina E.N. Fiziko-khimicheskaya priroda formirovaniya primekziny v pyl'tsevykh zernakh pokrytosemennykh // Embriologiya pokrytosemennykh. Kishinev, 1973. S. 57–70].
- Григорьева В.В., Габараева Н.И. Динамика клеточных компонентов развивающихся микроспор в ходе формирования экзины у *Stangeria eriopus* (Stangeriaceae): стереологическое исследование // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 1–11 [Grigor'eva V.V., Gabaraeva N.I. Dinamika kletochnykh komponentov razvivayushchikhsya mikrospor v khode formirovaniya ekziny u *Stangeria eriopus* (Stangeriaceae): stereologicheskoe issledovanie // Botan. zhurn. 1998. T. 83. № 12. S. 1–11].
- Матвеева Н.П., Полева С.В., Смирнова А.В., Ермаков И.П. Накопление спорополленина в оболочке микроспоры *Nicotiana tabacum* L. в процессе ее развития // Цитология. 2012. Т. 54. № 2. С. 176–184 [Matveeva N.P., Polevova S.V., Smirnova A.V., Ermakov I.P. Nakoplenie sporopollenina v obolochke mikrospory *Nicotiana tabacum* L. v protsesse ee razvitiya // Tsitologiya. 2012. T. 54. № 2. S. 176–184].
- Мейер Н.Р. О развитии оболочек пыльцевого зерна покрытосеменных растений // Морфология цветковых растений. М., 1971. С. 85–94 [Meier N.R. O razvitanii obolochek pyl'tsevogo zerna pokrytosemennykh rastenii // Morfologiya tsvetkovykh rastenii. M., 1971. S. 85–94].
- Мейер Н.Р. Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1977. 48 с. [Meier N.R. Sravnitel'no-morfologicheskie issledovaniya razvitiya i ul'trastrukturnye osnovy razvitiya sporodermы golosemennykh i primitivnykh pokrytosemennykh. Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. L., 1977. 48 s.].

- Мейер Н.Р., Бернад В.В. О развитии оболочек пыльцевых зерен сосны // Вестн. Моск. ун-та 1970. № 5. С. 49–53 [Meier N.R., Bernard V.V. O razvitií oboloček pyl'tsevykh zeren sosny // Vestn. Mosk. un-ta. 1970. № 5. S. 49–53].
- Мейер Н.Р., Бернад В.В. Электронно-микроскопическое исследование формирования пыльцевых зерен *Pinus sylvestris* L., *Juniperus communis* L., *Larix sibirica* Ledeb. // Морфология пыльцы и спор современных растений. Л., 1973. С. 21–24 [Meier N.R., Bernard V.V. Elektronno-mikroskopicheskoe issledovanie formirovaniya pyl'tsevykh zeren *Pinus sylvestris* L., *Juniperus communis* L., *Larix sibirica* Ledeb. // Morfologiya pyl'tsy i spor sovremennykh rastenii. L., 1973. S. 21–24].
- Мейер-Меликян Н.Р., Габараева Н.И., Полевова С.В. Развитие оболочек пыльцевых зерен и накопление споропollenина // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 3. С. 373–381 [Meier-Melikian N.R., Gabarayaeva N.I., Polevova S.V. Razvitie oboloček pyl'tsevykh zeren i nakoplenie sporopollenina // Fiziologiya rastenii. 2003. T. 50. № 3. S. 373–381].
- Мейер-Меликян Н.Р., Бовина И.Ю., Косенко Я.В., Полевова С.В., Северова Е.Э., Теклева М.В., Токарев П.И. Атлас пыльцевых зерен астровых Asteraceae. М., 2004. 240 с. [Meier-Melikian N.R., Bovina I.Yu., Kosenko Ya.V., Polevova S.V., Severova E.E., Tekleva M.V., Tokarev P.I. Atlas pyl'tsevykh zeren astrovykh Asteraceae. M., 2004. 240 s.].
- Резникова С.А. Микроспорогенез в культуре изолированных пыльников *Lilium candidum* L. // Докл. АН СССР. 1972. Т. 203. № 3. С. 717–720 [Reznikova S.A. Mikrospirogenез v kul'ture izolirovannykh pyl'nikov *Lilium candidum* L. // Dokl. AN SSSR. 1972. T. 203. № 3. S. 717–720].
- Резникова С.А. Закономерности клеточной дифференцировки при микроспоро- и гаметогенезе (на примере *Lilium candidum* L.). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1975. 48 с. [Reznikova S.A. Zakonomernosti kletочноi differentsirovki pri mikrosporo- i gametogeneze (na primere *Lilium candidum* L.). Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. M., 1975. 48 s.].
- Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М., 1984. 266 с. [Reznikova S.A. Tsitologiya i fiziologiya razvivayushchegosya pyl'nika. M., 1984. 266 s.].
- Сулова Т.Д. Развитие спор папоротника *Aneimia phyllitidis* (Schizaeaceae). Мембранные контакты в процессе формирования экзины // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 372–379. [Surova T.D. Razvitie spor paparotnika *Aneimia phyllitidis* (Schizaeaceae). Membrannye kontakty v protsesse formirovaniya ekziny // Bot. zhurn. 1981. T. 66. № 3. S. 372–379].
- Сулова Т.Д. Морфология и развитие спор представителей семейства *Schizaeaceae* Kaulf. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 17 с. [Surova T.D. Morfologiya i razvitie spor predstavitelei semeistva Schizaeaceae Kaulf. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. L., 1985. 17 s.].
- Золала Х.А., Полевова С.В., Северова Е.Э. Особенности ультраструктуры спородермы поровых пыльцевых зерен представителей подсемейства *Campanuloideae* (Campanulaceae). Бот. журн. 2011. Т. 96. № 8. С. 1076–1084 [Zolala Kh.A., Polevova S.V., Severova E.E. Osobennosti ul'trastruktury sporodermi porovykh pyl'tsevykh zeren predstavitelei podsemeistva Campanuloideae (Campanulaceae). Botanicheskii zhurnal. 2011. T. 96. № 8. S. 1076–1084].
- Ariizumi T., Toriyama K. Genetic regulation on sporopollenin synthesis and pollen exine development // Annual Review of Plant Biology. 2011. Vol. 62. P. 1–24.
- Blackmore S., Wortley A.H., Skvarla J.J., Rowley J.R. Pollen wall development in flowering plants // New Phytologist. 2007. Vol. 174. P. 483–498.
- Collinson M.E., Hemsley A.R., Taylor W.A. Sporopollenin exhibiting colloidal organization in spore walls // Grana. 1993. Supplement 1. P. 31–39.
- Dahl A.O., Rowley, J.R., Stein O.L., Wegstedt L. The intracellular distribution of mass during ontogeny of pollen in *Tradescantia* L. // Experimental Cell Researches. 1957. Vol. 13. P. 31–46.
- Denk T., Tekleva M.V. Pollen morphology and ultrastructure of *Quercus* with focus on Group Ilex (= *Quercus* subgenus *Heterobalanus* (Oerst.) Menitsky): implications for oak systematics and evolution // Grana. Vol. 53. N 4. P. 255–282.
- Dickinson H.G. Common factors in exine deposition / The evolutionary significance of the exine (eds. I.K. Ferguson, J. Muller). L., 1976. P. 67–89.
- Dobritsa A.A., Geanconteri A., Shrestha J. et al. A Large-Scale Genetic Screen in *Arabidopsis* to Identify Genes Involved in Pollen Exine Production. *Plant Physiology* (Lancaster). 2011. Vol. 157. P. 947–970.
- Gabarayeva N.I. Patterns of development in primitive angiosperm pollen / Pollen Spores: Patterns of diversification. Oxford, 1991. P. 257–268.
- Gabarayeva N.I. Hypothetical ways of exine pattern determination // Grana. 1993. Vol. 33. supplement 2. P. 54–59.
- Gabarayeva N.I. Pollen wall and tapetum development in *Anaxagorea brevipes* (Annonaceae): sporoderm substructure, cytoskeleton, sporopollenin precursor particles, and the endexine problem // Review of Palaeobotany and Palynology. 1995. Vol. 85. P. 123–152.
- Gabarayeva N.I. Sporoderm development in *Liriodendron chinense* (Magnoliaceae): a probable role of the endoplasmic reticulum. *Nordic Journal of Botany*. 1996. Vol. 16. N 1. P. 1–17.
- Gabarayeva N.I. Principles and recurrent themes in sporoderm development / Pollen and Spores: Morphology and Biology. Kent, 2000. P. 1–17.
- Gabarayeva N.I., El-Ghazaly G. Sporoderm development in *Nymphaea mexicana* (Nymphaeaceae). *Plant Systematics & Evolution*. 1997. Vol. 204. P. 1–19.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Exine development in *Stangeria eriopus* (Stangeriaceae): ultrastructure and substructure, sporopollenin accumulation, the equivocal character of the aperture, and stereology of microspore organelles // Review of Palaeobotany and Palynology. 2002. Vol. 122. P. 185–218.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Comparative study of the pollen wall development in *Illicium floridanum* (Illiciaceae) and *Schisandra chinensis* (Schisandraceae) // Taiwan. 2003. Vol. 48. P. 147–167.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva, V.V. Exine development in *Encephalartos altensteinii* (Cycadaceae): ultrastructure, substructure and the modes of sporopollenin accumulation. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2004. Vol. 132. 175–193.

- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Sporoderm ontogeny in *Chamaedorea microspadix* (Arecaceae): self-assembly as the underlying cause of development // Grana. 2010. Vol. 49. P. 91–114.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Sporoderm development in *Swida alba* (Cornaceae), interpreted as a self-assembling colloidal system // Grana. 2011. Vol. 50. 81–101.
- Gabarayeva N., Grigorjeva V. Sporoderm development and substructure in *Magnolia sieboldii* and other Magnoliaceae: an interpretation // Grana. 2012. Vol. 51. P. 119–147.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Experimental modelling of exine-like structures // Grana. 2013. Vol. 52. N 4. P. 241–257.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Sporoderm and tapetum development in *Eupomatia laurina* (Eupomatiaceae). An interpretation // Protoplasma. 2014. Vol. 251. N 6. P. 1321–1345.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V. Simulation of exine patterns by self-assembly. // Plant Systematics and Evolution. 2016. Vol. 302. N 8. P. 1135–1156.
- Gabarayeva N.I., Hemsley A.R. Merging concepts: the role of self-assembly in the development of pollen wall structure // Review of Palaeobotany and Palynology. 2006. Vol. 138. P. 121–139.
- Gabarayeva N.I., Rowley J.R. Exine development in *Nymphaea colorata* (Nymphaeaceae) // Nordic Journal of Botany. 1994. Vol. 14. P. 671–691.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Kosenko Y.I. Primexine development in *Passiflora racemosa* Brot. Overlooked aspects of development // Plant Systematics & Evolution. 2013a. Vol. 299. P. 1013–1035.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Kosenko Y.I. Exine development in *Passiflora racemosa* Brot.: post-tetrad period. Overlooked aspects of development // Plant Systematics & Evolution. 2013b. Vol. 299. P. 1037–1055.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Marquez G. Ultrastructure and development during meiosis and the tetrad period of sporogenesis in the leptosporangiate fern *Alsophila setosa* (Cyatheaceae) compared with corresponding stages in *Psilotum nudum* (Psilotaceae) // Grana. 2011a. Vol. 50 N 4. P. 235–262.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Polevova S.V. Exine and tapetum development in *Symphytum officinale* (Boraginaceae). Exine substructure and its interpretation // Plant Systematics and Evolution. 2011b. Vol. 296. P. 101–120.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Polevova S.V. Sporoderm and tapetum ontogeny in *Juniperus communis* (Cupressaceae). Connective structures between tapetum and microspores // Review of Palaeobotany and Palynology. 2014. Vol. 206. P. 23–44.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R. Sporoderm ontogeny in *Cabomba aquatica* (Cabombaceae) // Review of Palaeobotany and Palynology. 2003. Vol. 127. P. 147–173.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R., Hemsley A.R. Sporoderm development in *Trevesia burckii* (Araliaceae). I. Tetrad period: further evidence for the participation of self-assembly processes // Review of Palaeobotany and Palynology. 2009a. Vol. 156. N 1–2. P. 211–232.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R., Hemsley A.R. Sporoderm development in *Trevesia burckii* (Araliaceae). II. Post-tetrad period: further evidence for the participation of self-assembly processes // Review of Palaeobotany and Palynology. 2009b. Vol. 156. N 1–2. P. 233–247.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R. A new look at sporoderm ontogeny in *Persea americana*. Micelles and the hidden side of development // Annals of Botany. 2010a. Vol. 105. P. 939–955.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Rowley J.R. Sporoderm development in *Acer tataricum* (Aceraceae). An interpretation // Protoplasma. 2010b. Vol. 247. N 1–2. P. 65–81.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Blackmore S. Pollen wall substructure and development in *Tanacetum vulgare* (Compositae: Anthemideae): revisiting hypotheses on pattern formation in complex cell walls // International Journal of Plant Science. 2016a. Vol. 177. N 4. P. 347–370.
- Gabarayeva N.I., Grigorjeva V.V., Polevova S.I., Hemsley A.R. Pollen wall and tapetum development in *Plantago major* L. (Plantaginaceae): assisting self-assembly // Grana. 2017. Vol. 56. N 2. P. 81–111.
- Gabarayeva N.I., Rowley J.R., Skvarla J.J. Exine development in *Borago* (Boraginaceae). 1. Microspore tetrad period // Taiwan. 1998. Vol. 43. N 3. P. 203–214.
- Grigorjeva V.V., Gabarayeva N.I. The development of sporoderm, tapetum and Ubisch bodies in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): self-assembly in action // Review of Palaeobotany and Palynology. 2015. Vol. 219. 1–27.
- Hemsley A.R., Gabarayeva N.I. Exine development: the importance of looking through a colloid chemistry “window” // Plant Systematics & Evolution. 2007. Vol. 263. P. 25–49.
- Hemsley A.R., Collinson M.E., Brain A.P.R. Colloidal crystal-like structure of sporopollenin in the megaspore walls of recent *Selaginella* and similar fossil spores // Botanical Journal of Linnean Society. 1992. Vol. 108. P. 307–320.
- Hemsley A.R., Collinson M.E., Kovach W.L., Vincent B., Williams T. The role of self-assembly in biological systems: evidence from iridescent colloidal sporopollenin in *Selaginella* megaspore walls // Philosophical Transactions of Royal Society London B. 1994. Vol. 345. 163–173.
- Hemsley A.R., Jenkins P.D., Collinson M.E., Vincent B. Experimental modelling of exine self-assembly // Botanical Journal of Linnean Society. 1996b. Vol. 121. P. 177–187.
- Heslop-Harrison J. An ultrastructural study of pollen wall ontogeny in *Silene pendula* // Grana Palynologica. 1963. Vol. 4. P. 7–24.
- Heslop-Harrison J. The emergence of pattern in the cell walls of higher plants // Developmental Biology. 1968a. Supplement 2. P. 118–150.
- Heslop-Harrison J. Wall development within one microspore tetrad of *Lilium longiflorum* // Canadian Journal of Botany. 1968b. Vol. 46, N 10. P. 1185–1192.
- Heslop-Harrison J. Pattern in plant cell walls: morphogenesis in miniature // Proceedings of Royal Institute Great Britain. 1972. Vol. 45. P. 335–351.
- Heslop-Harrison J., Dickinson H.G. A common mode of deposition for the sporopollenin of sexine and nexine // Nature. 1968. Vol. 220. P. 926–927.
- Heslop-Harrison J., Dickinson H.G. Time relationships of sporopollenin synthesis associated with tapetum and microspores in *Lilium* // Planta. 1969. Vol. 84. P. 199–214.
- Meyer N.R., Yaroshevskaja A.S. The phylogenetic significance of the development of pollen grain walls in Liliaceae, Juncaceae and Cyperaceae / The evolutionary significance of the exine. L., 1976. P. 91–100.

- Quilichini T.D., Grienenberger E., Douglas C.J.* The biosynthesis, composition and assembly of the outer pollen wall: A tough case to crack // *Phytochemistry*. 2015. Vol. 113. P. 170–182.
- Pettitt J.M.* Ultrastructure and cytochemistry of spore wall morphogenesis / *The experimental biology of ferns*. L., 1979. P. 211–252.
- Pettitt J.M., Jermy A.C.* The surface coats on spores // *Biological Journal of Linnean Society*. 1974. Vol. 6. P. 245–257.
- Polevova S.V.* Ultrastructure and development of sporoderm in *Aristolochia clematitidis* (Aristolochiaceae) // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2015. P. 104–115.
- Reznikova S.A., Dickinson H.G.* Ultrastructural aspects of storage lipid mobilization in the tapetum of *Lilium hybrida* var. *enchantment* // *Planta*. 1982. Vol. 155. P. 400–408.
- Reznikova S.A., Willemse M.T.M.* Formation of pollen in the anther of *Lilium*. 2. The function of surrounding tissues in the formation of pollen and pollen wall // *Acta Botanica Neerlandica*. 1980. Vol. 29. P. 141–156.
- Rowley J.R.* Ubisch body development in *Poa annua* // *Grana Palynologica*. 1963. Vol. 4. P. 25–36.
- Rowley, J.R., Flynn, J.J.* Tubular fibrils and the ontogeny of the yellow water lily pollen grain // *Cell Biology*. 1968. Vol. 39. P. 159.
- Rowley J.R., Dahl A.O.* Pollen development in *Artemisia vulgaris* with special reference to glycolyx material // *Pollen Spores*. 1977. Vol. 19. P. 169–284.
- Tekleva M.* Pollen morphology and ultrastructure of several *Gnetum* species: an electron microscopic study // *Plant Systematics and Evolution*. 2016. Vol. 302. № 3. P. 291–303.
- Tekleva M.V.* Bisaccate Pollen of Probable Gnetalean Species and Pollen Diversity in Gnetophytes. *Botanica Pacifica // Journal of plant science and conservation*. 2015. Vol. 4. N 2. P. 117–126.
- Tekleva M.V., Haselwander, R.D.* A methodical and taxonomic study of dispersed oak pollen (Fagaceae) from the Holocene of Rolla, Missouri, USA // *Phytotaxa*. 2016. Vol. 288 N 3. P. 227–238.
- Tekleva M.V., Krassilov V.A., Kvaček J., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A.* Pollen genus *Eucommiidites*: ultrastructure and affinities // *Acta Palaeobotanica*. 2006. Vol. 46. N 2. P. 137–155.
- Tekleva M.V., Krassilov V.A.* Comparative pollen morphology and ultrastructure of modern and fossil gnetophytes // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2009. Vol. 156. N 1–2. P. 130–138.
- Tekleva M., Markevich V., Bugdaeva E., Sunc G., Gavrilova O.* *Pseudointegricarpus clarireticulatum* (Samoilovitch) Takahashi: morphology and ultrastructure // *Historical Biology*. 2015. Vol. 27. N 3–4. P. 355–365.
- Tekleva M.V., Polevova S.V., Zavialova N.E.* On Some Peculiarities of Sporoderm Structure in Members of the Cycadales and Ginkgoales // *Paleontological Journal*. 2007. Vol. 41. N 11. P. 1162–1178.
- Volkova O.A., Severova E. E., Polevova S.V.* Structural basis of harmomegathy: evidence from Boraginaceae pollen // *Plant Systematics and Evolution*. 2013. Vol. 299. N 9. P. 1769–1779.
- Volkova O.A., Severova E.E., Polevova S.V.* Development of heterocolpate pollen in *Myosotis scorpioides* L. (Cynoglosseae, Boraginaceae) // *Grana*. 2017. Vol. 56. N 5. P. 368–376.
- Wellman C.H.* Origin, function and development of the spore wall in early land plants / *The evolution of plant physiology* (eds. A.R. Hemsley, I. Poole). Kew, 2004. P. 43–63.
- Yurtseva O.V., Severova E. E., Bovina I.Yu.* Pollen morphology and taxonomy of *Atraphaxis* (Polygoneae, Polygonaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. 2014. Vol. 300. N. 4. P. 749–766.
- Zavada M.S., Gabarayeva N.I.* Comparative pollen wall development of *Welwitschia mirabilis* and selected primitive angiosperms // *Bulletin of Torrey Botanical Club*. 1991. Vol. 118. P. 292–302.
- Zavialova N., Karasev E.* The use of the scanning electron microscope (SEM) to reconstruct the ultrastructure of sporoderm // *Palynology*. 2016. <http://dx.doi.org/10.1080/01916122.2015.1093560>
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A.* Exine ultrastructure of in situ peltasperm pollen from the Rhaetian of Germany and its implications // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2011. Vol. 168. P. 7–20.
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A.* Exine ultrastructure of in situ pollen from the cycadalean cone *Androstrobus prisma* Thomas et Harris 1960 from the Jurassic of England // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2012. Vol. 173. P. 15–22.
- Zavialova N., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A.* Exine ultrastructure of in situ pollen from the cycadalean cone *Androstrobus manis* Harris, 1941 from the Jurassic of England // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2016. Vol. 225. P. 33–42.
- Zavialova N.E., Gomankov A.V.* Occurrence of angiosperm-like ultrastructural features in gymnosperm pollen from the Permian of Russia // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2009. Vol. 156. P. 79–89.
- Zavialova, N.E., Gomankov, A.V., Yaroshenko, O.P., Rovnina, L.V.* Morphology and ultrastructure of some monosaccate pollen grains of *Cordaitina* Samoilovich 1953 from the Permian of Russia // *Acta Palaeobot.* 2004. Vol. 44. P. 3–35.
- Zavialova N.E., Stephenson M.H.* The exine ultrastructure of *Plicatipollenites* Lele 1964 // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2006. Vol. 139. P. 241–252.
- Zavialova N., Turnau E.* Morphology and wall ultrastructure of some Middle Devonian dispersed megaspores from northern Poland // *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2012. Vol. 171. P. 103–123.
- Zavialova, N.E., Tekleva, M.V., Smirnova, S.B., Mroueh M.* Exine Ultrastructure in Pollen Grains of *Classopolis* Pflug from the Cretaceous of Lebanon // *Paleontological Journal*. 2010a. Vol. 44, N10. P. 1353–1367.
- Zavialova N., Burattib N., Roghic G.* The ultrastructure of some *Rhaetian Circumpolles* from southern England // *Grana*. 2010b. Vol. 49. P. 281–299.
- Zavialova G., Gordenko N., Nosova N., Polevova S.* The fine morphology of pollen grains from the pollen chamber of a supposed ginkgoalean seed from the Middle Jurassic of Uzbekistan (Angren locality) // *Plant Systematics and Evolution*. 2014. Vol. 300. P. 2008.
- Zolala H., Polevova S.* Sporoderm development in *Pratia begonifolia* Lindl. (Lobeliaceae, Asterales) // *Wulfenia*. 2009. Vol. 16. P. 51–60.

## UNDERLINING MECHANISMS OF EXINE FORMATION AND THEIR MEANING FOR STRUCTURE DIVERSITY

*N.I. Gabarayeva<sup>1</sup>, V.V. Grigorjeva<sup>2</sup>, P.A. Cinman<sup>3</sup>*

The evidence suggests that genome and self-assembly probably share control of exine formation. It is known that self-assembly plays a considerable role in living nature. Its input as a driving motive in sporoderm development is evident. One of advantages, conferred by self-assembly, is a high potential of variability, inherent in non-linear systems. This makes self-assembly an important instrument of evolution.

**Kew words:** exine development, control and driving motive, self-assembly.

**Acknowledgement.** The study was performed with partial financial support of Russian Foundation for Basic Research, project № 17-04-0517a (methodological part) and was provided within the framework of the research project of the Botanical Institute № 0126-2014-0006 (analytical part and use of the Hitachi H-600 TEM and the LKB ultramicrotome).

<sup>1</sup> Gabarayeva Nina Il'ichna, Botanical Institute V. L. Komarov RAS (1906ng@mail.ru); <sup>2</sup> Grigor'eva Valentina Viktorovna, Botanical Institute V. L. Komarov RAS (mikhailov\_val@mail.ru); <sup>3</sup> Tsinman Petr Abramovich, Botanical Institute V. L. Komarov RAS (petr.cinman00@mail.ru).